植 物 分 类 学 报 40(4):351~356(2002)
Acta Phytotaxonomica Sinica

中国水韭属植物的染色体数目及其分类学意义

刘 星 王 勇 王青锋* 郭友好
(武汉大学生命科学学院植物系统学与进化生物学研究室 武汉 430072)

Chromosome numbers of the Chinese *Isoetes* and their taxonomical significance

LIU Xing WANG Yong WANG Qing-Feng* GUO You-Hao
(*Laboratory of Plant Systematics and Evolutionary Biology, College of Life Sciences, Wuhan University*, Wuhan 430072)

Abstract Chromosome numbers of four species of *Isoetes* from China are reported. The basic chromosome number in the four species is x = 11. A chromosome number of 2n = 22 was reported for the first time in *I. hypsophila* Hand.-Mazz. The 2n = 22 was also found for *I. taiwanensis* DeVol, being consistent with previous report. *I. sinensis* Palmer from China has a chromosome number of 2n = 44, which is different from that reported for *I. sinensis* Palmer from Japan (2n = 44, 65, 66, 68). Another species of *Isoetes* from the Yunnan-Guizhou Plateau, which had previously been identified as *I. japonica* A. Br., has been shown to have a chromosome number of 2n = 22, which is completely different from that reported for the latter species (2n = 66, 67, 77, 87, 88, 89). More intensive studies on this new species should be made. Data from cytology and morphology of *Isoetes* species in China suggest that they may provide valuable clues for a better understanding of the origin and evolution of the genus *Isoetes* in East Asia.

Key words *Isoetes*; Chromosome number; Taxonomical significance; China; East Asia

摘要 利用细胞学方法观察统计了中国4种水韭属 *Isoestes* 植物的染色体数目。结果发现4个种的染色体基数均为 x = 11,其中高寒水韭 *I. hypsophila* Hand.-Mazz.为2n = 22,为首次报道;台湾水韭 *I. taiwanensis* DeVol 为 2n = 22;中华水韭 *I. sinensis* Palmer 2n = 44 为四倍体;而产于云南贵州一带并一直被当作是宽叶水韭 *I. japonica* A. Br.的水韭属植物 2n = 22,与文献报道的宽叶水韭(2n = 66,67,77,87,88,89)完全不同,应重新予以认识和评价。依据本文和其他相关的研究结果,对东亚水韭属植物进行了分类处理。

关键词 水韭属;染色体数目;分类学意义;中国;东亚

水韭属 *Isoetes* 是水韭科 Isoetaceae 惟一幸存的属,目前全世界已知大约有150多种,广布于全球,主要分布在北半球,只有少数种类见于热带(Takhtajan, 1956; Taylor & Hickey, 1992)。一些学者对产于美洲、欧洲、亚洲的部分水韭属植物的染色体数目进行了观察和统计,其结果显示除了 *I. histrix* Dur.为 x = 10 和 *I. pantii* Goswami & Arya 以及 *I. muricata* Dur.为 x = 12 以外,大多数水韭属植物的染色体基数为 x = 11,染色体数目从22条到132条不等(Manton, 1950; Löve *et al.*, 1977; Kott & Britton, 1980; Hickey, 1984; Bhu & Goswami, 1990)。由于异源多倍化被认为是水韭属植物进化和物种形成的重要途径,细胞学资料已成为进一步研究水韭属植物之间亲缘关系的重要依据,被越来越多的学者所利

2001-11-26 收稿,2002-04-19 收修改稿。
基金项目:国家重点基础研究发展规划(973)资助项目(G2000046805)。
* 通讯作者(Author for correspondence)。

用(Hickey, 1984; Hickey *et al*., 1989; Taylor & Hickey, 1992; Britton & Brunton, 1995; Musselman *et al*., 1995; Caplen & Werth, 2000)。

东亚地区水韭属植物目前已知有5种:东亚水韭 *I. asiatica* Makino、宽叶水韭 *I. japonica* A. Br.、高寒水韭 *I. hypsophila* Hand.-Mazz.、台湾水韭 *I. taiwanensis* DeVol 和中华水韭 *I. sinensis* Palmer,分布于中国大陆和台湾、日本及韩国(DeVol, 1972a; 傅立国, 1989; 刁正俗, 1990; Takamiya *et al*., 1994; 张爱华,1997; 陈家宽等, 1998)。分布于日本的东亚水韭(2n=22)、中华水韭(2n=44,65,66,68)和宽叶水韭(2n=66,67,77,87,88,89),以及分布于中国台湾省的台湾水韭(2n=22)已有染色体数目的报道(DeVol, 1972a, 1972b; 张惠珠,徐国士,1977; Takamiya *et al*., 1994)。分布于中国大陆的高寒水韭、中华水韭和宽叶水韭(?)尚缺乏细胞学方面的研究,其他方面的相关研究也鲜有报道。本文根据野外采集和相关单位赠送的材料,观察统计了中国水韭属植物的染色体数目,并讨论了其分类学意义,以期为进一步探讨中国水韭属植物的系统地位和东亚水韭属植物的起源与演化提供依据。

1 材料与方法

实验材料来源见表1。将野外采集和有关单位赠送的材料引种于本实验室的实验园中栽培,取生长良好的植株新鲜根尖,于对-二氯苯与α-溴二奈饱和液中室温下预处理1~2 hr,再于60℃ 1 mol/L HCl 中解离20~30 min,经铁矾-苏木精染色,常规压片,统计染色体数目并照相。每种材料用于染色体计数的中期分裂相不少于30个,凭证标本存于武汉大学植物标本馆(WH)。

表1 实验材料来源
Table 1 Origin of materials

Species	Population	Vouchers or Presenters	Locality	Altitude (m)
宽叶水韭(?) *I. japonica* (?)		WH2001166	贵州平坝 Pingba, Guizhou	1280
高寒水韭 *I. hypsophila*		WH2001137, WH2001138, WH2001139, WH2001140, WH2001141	四川稻城 Daocheng, Sichuan	4050,4220, 4320,4330, 4400
台湾水韭 *I. taiwanensis*		Huang Shi-Fu, Botanical Institute of Zhongxing University, Taiwan	台湾阳明山 Yangmingshan, Taiwan	1100
中华水韭 *I. sinensis*	1	Hangzhou Botanical Garden, Zhejiang	浙江杭州 Hangzhou, Zhejiang	15
	2	Ding Bing-Yang, College of Life Sciences, Zhejiang University	浙江天台山 Tiantaishan, Zhejiang	850
	3	WH20011019006	浙江建德 Jiande, Zhejiang	135
	4	WH20011023027	安徽休宁 Xiuning, Anhui	250

2 实验结果

来自于贵州平坝的宽叶水韭(?)染色体数目为首次报道,2n=22,基数x=11,为二倍

体(Fig.1:A)。观察结果与 Takamiya 等(1994)所报道的日本产宽叶水韭(2n = 66,67,77,87,88,89)的六倍体、七倍体、八倍体和非整倍体完全不同。

高寒水韭的染色体数目也为首次报道,2n = 22,基数 x = 11,为二倍体(Fig.1:B)。

台湾水韭 2n = 22,基数 x = 11,为二倍体(Fig.1:C)。

来自4个不同居群的中华水韭的染色体数目较为一致,2n = 44,基数 x = 11,为四倍体(Fig.1:D)。未观察到 Takamiya 等(1994)研究日本产中华水韭时发现的除四倍体(2n = 44)以外的六倍体(2n = 66)和非整倍体(2n = 65,68)的情况。



图1 中国水韭属植物体细胞中期分裂相 A. 云贵水韭(×9500); B. 高寒水韭(×7500); C. 台湾水韭(×7500); D. 中华水韭(×5000)

Fig.1 Mitotic metaphase of somatic cells of Chinese *Isoetes* A. *Isoetes yunguiensis* (×9500); B. *I. hypsophila* (×7500); C. *I. taiwanensis* (×7500); D. *I. sinensis* (×5000)

3 讨 论

蕨类植物孢子的形态特征和染色体数目具有重要的分类学意义(Stebbins, 1950; Hickey, 1986)。我们通过对中国产4种水韭属植物大孢子的扫描电镜初步观察显示:产于云贵高原的水韭属植物具网络状纹饰(Reticulate),高寒水韭为光滑型(Smooth),台湾水韭具瘤状突起(Tuberculatae),中华水韭则具短脊条状突起(Cristatae),四者之间的差别显著,依据孢子形态上的特征就可以将其一一分开。Takamiya 等(1994)报道日本产水韭属植物大孢子表面的形态特征分别为:宽叶水韭具网络状纹饰,中华水韭具短脊条状突起,东亚水韭则具棘刺状突起(Echinatae)。

一直以来,中国学者将产于云贵高原的水韭属植物作为宽叶水韭处理(傅立国,1989; 刁正俗,1990; 于永福,1999),这可能是由于该种植物在形态上与宽叶水韭非常相似(如植株外观相近、大孢子表面纹饰都为网络状等)所致。不过,秦仁昌曾将云南连同贵州标本定名为 *Isoetes yunkweiensis* Ching, sp. nov.,可能由于缺乏比较系统的资料,这一名称后来并未发表,但至少反映秦先生已认为这两者是有差别的。张宪春(2001)最近也提出将云贵高原产的这种水韭属植物命名为 *Isoetes chingiana*。对孢子大小和形态观察的进一步研究表明,两者之间的确存在一定的差异(具体内容另文发表)。日本产宽叶水韭的孢子比中国云南贵州一带所产水韭属植物的孢子相对要大,大孢子网络纹饰突起也特别显著,近极面联成网孔状;云贵高原的水韭属植物大孢子网络纹饰突起相对较低,特别是在近极面常较稀疏且不联结成完整的网络。细胞学的研究结果显示:该种水韭属植物的染色体数目为 2n = 22,是一典型的二倍体种,与宽叶水韭完全不同。据此,我们认为产于云贵高原的该种水韭属植物不宜再作为宽叶水韭看待,应重新予以认识与评价,并暂定名为云贵水韭 *Isoetes yunguiensis*。

结合细胞学研究结果、大孢子表面纹饰特征和主要形态特征,对东亚水韭属植物的分类处理如下:

1. 块茎3裂,无膜盖或具退化膜盖;大孢子表面纹饰非棘刺状
  2. 具退化膜盖
    3. 叶舌三角形
      4. 叶舌基部宽,上部尖;大孢子表面具网络状纹饰,纹饰突起较低,近极面较稀疏且不联成完全的网络;2n = 22 ………………………………………………… 1. **云贵水韭 Isoetes yunguiensis**
      4. 叶舌渐尖;大孢子表面具脊条状突起纹饰;2n = 44,产中国东南部;2n = 44, 65, 66, 68, 产日本四国和本州西 ………………………………………………………… 2. **中华水韭 I. sinensis**
    3. 叶舌长三角形;大孢子表面具瘤状突起纹饰;2n = 22 …………………… 3. **台湾水韭 I. taiwanensis**
  2. 无膜盖
    3. 叶舌宽三角形;大孢子表面具网络状纹饰,表面突起显著,近极面常较密且联成完全的网络;2n = 66, 67, 77, 87, 88, 89 ……………………………………………………… 4. **宽叶水韭 I. japonica**
    3. 叶舌宽心形;大孢子表面光滑无突起纹饰;2n = 22 …………………… 5. **高寒水韭 I. hypsophila**
1. 块茎2裂,具退化膜盖;大孢子表面具棘刺状突起纹饰;2n = 22 ……………… 6. **东亚水韭 I. asiatica**

在植物染色体的演化过程中,多倍体的进化几乎是不可逆的,二倍体种是相对古老和原始的祖先种;多倍体物种往往与其祖先二倍体种非常相似(Stebbins, 1950, 1971)。在水韭属植物中异源多倍化是物种分化的重要途径,相关的研究结果也表明水韭属植物杂交种的孢子形态特征总是介于两个亲本之间,但不能排除在水韭属植物中存在同源多倍化的可能(Hickey *et al*., 1989; Taylor & Hickey, 1992; Britton & Brunton, 1995; Musselman *et al*., 1995; Caplen & Werth, 2000)。在东亚,除了产于中国云贵高原的云贵水韭以外,尚未发现其他二倍体水韭属植物与宽叶水韭在形态上高度的相似,这显示两者之间有一定的联系,我们推测中国云贵高原所产的二倍体云贵水韭很可能是多倍体宽叶水韭的祖先种或祖先种之一。

在染色体数目上,日本产的中华水韭除了四倍体以外,还有六倍体和六倍的非整倍性变化情况出现;宽叶水韭也表现出染色体倍性的多样化和非整倍现象(Takamiya *et al*.,

1994)。Hickey(1984)曾在研究其他的水韭属植物时也发现类似现象，并认为可能与染色体的断裂(fragmentation)有关，但不排除居群间具有不同细胞型的可能性。由于多倍体的形成和发展总是与植物本身的生理特点和环境的影响相联系的(Stebbins, 1950; 洪德元, 1990)，除却材料本身和制片过程中染色体丢失(在染色体数目较多的情况下很容易出现)等因素以外，日本产中华水韭和宽叶水韭细胞型的多态性，可能与水韭属植物的生理特点和居群间的环境异质性有关。

染色体数目对探讨水韭属植物的起源与演化具有重要意义(Hickey, 1984)。中国水韭属植物染色体数目的报道，特别是产于云贵高原的云贵水韭和高寒水韭这两个二倍体种染色体数目的首次报道，具有重要的分类学意义。但要弄清中国水韭属植物和东亚水韭属植物的系统关系及其起源与演化机制，尤其是两个多倍体种中华水韭和宽叶水韭与其他二倍体种之间的关系，还需利用细胞学、分子生物学、植物地理学、古生物学等方面的手段进行进一步的深入研究。

致谢　浙江省杭州植物园、浙江大学生命科学学院丁炳扬先生等提供部分中华水韭的材料；云南大学朱维明先生赠送水韭属植物腊叶标本二份，并对其分类提出了一些建议；贵州省科学院王培善先生协助野外标本的采集工作；本研究室 Robert Gituru 博士帮助修改英文摘要，在此一并表示衷心的感谢！

参 考 文 献

于永福, 1999. 中国野生植物保护工作的里程碑——《国家重点保护野生植物名录(第一批)》出台. 植物杂志, (5): 3～11

张宪春, 2001. 云南中甸发现高寒水韭. 植物杂志, (5): 4

洪德元, 1990. 植物细胞分类学. 北京:科学出版社

Bhu I, Goswami H K, 1990. A new line of chromosomal evolution in *Isoetes*. Bionature, 10:45～53

Britton D M, Brunton D F, 1995. *Isoetes* × marensis, a new interspecific hybrid from western Canada. Can J Bot, 73: 1345～1353

Caplen C A, Werth C R, 2000. Isozymes of the *Isoetes riparia* complex, Ⅱ. ancestry and relationships of polyploids. Sys Bot, 25: 260～280

Chang H-J(张惠珠), Hsu K-S (徐国士), 1977. *Isoetes taiwanensis* DeVol and its associates. China Forestry (中华林学季刊), 10(2): 138～141

Chen J-K(陈家宽), Wang H-Y(王海洋), He G-Q (何国庆), 1998. A survey on the habitats of *Oryza rufipogon* and *Isoetes sinensis* in Jiangxi Province. Chinese Biodiversity (生物多样性), 6(4): 22～31

Diao Z-S (刁正俗), 1990. Aquatic Weeds in China. Chongqing: Chongqing Press. 24～25

DeVol C E, 1972a. *Isoetes* found on Taiwan. Taiwania, 17: 1～7

DeVol C E, 1972b. A correction for *Isoetes taiwanensis* Devol. Taiwania, 17: 304～305

Fu L-G (傅立国), 1989. Endangered Plants in China. Shanghai: Shanghai Education Press. 7～8

Hickey R J, 1984. Chromsome numbers in Neotropical *Isoetes*. Amer Fern J, 74(1): 9～13

Hickey R J, 1986. *Isoetes* megaspore surface morphology: nomenclature, variation, and systematic importance. Amer Fern J, 76(1): 1～16

Hickey R J, Taylor W C, Luebke N T, 1989. The species concept in Pteridophyta with special reference to *Isoetes*. Amer Fern J, 79(3): 78～89

Kott L S, Britton D M, 1980. Chromosome numbers for *Isoetes* in northeastern North America. Can J Bot, 58: 980～984

Löve A, Löve D, Pichi Sermolli R E G, 1997. Cytotaxonomical Atlas of the Pteridophyta. Vaduz: J Cramer

Manton I, 1950. Problems of Cytology and Evolution in the Pteridophyta. Cambridge: Cambridge University Press

Musselman L J, Knepper D A, Bray R D *et al*., 1995. A new *Isoetes* hybrid from Virginia. Castanea, 60(3): 245 ~ 254

Stebbins G L, 1950. Variation and Evolution in Plants. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press (复旦大学遗传研究所译, 1963.植物的变异与进化. 上海: 上海科技出版社)

Stebbins G L, 1971. Chromosomal Evolution in Higher Plants. London: Edward Arnold Ltd

Takamiya M, Watanabe M, Ono K, 1994. Biosystematic studies on the genus *Isoetes* in Japan Ⅰ. Variation of somatic chromosome numbers. J Plant Res, 107:289 ~ 297

Takhtajan A Л, 1956. Telomophyta Ⅰ. Beijing: Science Press (匡可任等译, 1963. 高等植物Ⅰ. 北京: 科学出版社)

Taylor W C, Hickey R J, 1992. Habitat, evolution and speciation in *Isoetes*. Ann MO Bot Gard, 79: 613 ~ 622

Zhang A-H (张爱华), 1997. Resource and conservation of endangered plants in Kunming. Forest Sci Tech (林业科技通讯), (4): 32 ~ 33